杜鹃花属映山红亚属植物叶表皮显微形态特征 及其分类学意义

蒋天翼^{1,2}, 陈志钊³, 陈曌³, 郑永利⁴, 陈昕^{1,2}, 邓云飞^{5*}

(1. 南京林业大学南方现代林业协同创新中心,南京 210037; 2. 南京林业大学生物与环境学院,南京 210037; 3. 广州白云山花城药业有限公司,广州 510555; 4. 中国科学院华南植物园,园艺中心,广州 510650; 5.中国科学院华南植物园,中国科学院植物资源保

与可持续利用重点实验室,广州 510650)

摘要:为澄清映山红亚属(Rhododendron subg. Tsutsusi)内的系统关系问题,选择杜鹃花属映山红亚属 37 种植物作为研究对象,其中 29 种为首次报道,通过扫描电镜,观察其叶表皮显微特征。结果表明: (1) 气孔器均为无规则型且均在远轴面。(2) 根据叶片微形态特征,可将映山红亚属的种类分为杜鹃型(R. simisii-type)、岭南杜鹃型(R. mariae-type)、皋月杜鹃型(R. indicum-type)、崖壁杜鹃型(R. saxatile-type)及丁香杜鹃型(R. farrerae-type)等五种类型。(3) 杜鹃型植物气孔器周边无或具间断的条形突起。(4) 岭南杜鹃型气孔器周围有多层条形突起环绕,保卫细胞两极不具 T型加厚。(5) 皋月杜鹃型叶表皮保卫细胞两极具有 T型加厚,与叶状苞亚属(Subg. Therorhodion)叶状苞杜鹃(R. redowskianum)的气孔器特征相似,推测与叶状苞亚属具有一定的亲缘关系。(6) 崖壁杜鹃型植物表皮毛单一,多呈卷曲状与其他类型有所不同,且未见腺体。(7) 丁香杜鹃型植物表皮毛(8) 依据叶表皮微形态特征讨论了一些近缘种类的关系,如倾向于将背绒杜鹃(R. hypoblematosum)和千针叶杜鹃(R. polyraphidoideum)处理为独立的种,支持保留紫薇春(R. naamkwanense var. cryptonerve)作为南昆杜鹃(R. naamkwanense)的变种地位,不支持将腺花杜鹃(R. adenanthum)并入细瘦杜鹃(R. tenue)作异名处理等。研究结果表明,叶表皮显微特征在映山红亚属内物种划分上具有重要价值。

关键词: 映山红亚属, 微形态特征, 叶表皮, 系统学意义

中图分类号: 文献标识码: A 文章编号:

Leaf epidermal features of Rhododendron subg. Tsutsusi

(Ericaceae) and their taxonomic significance

JIANG Tianyi^{1, 2}, CHEN Zhizhao³, CHEN Zhao³, ZHENG Yongli⁴, CHEN Xin^{1, 2}, DENG Yunfei^{5*}

(1.Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2. College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry

基金项目: 国家中医药管理局全国中药资源普查项目(GZY-KJS-2018-004); 广州白云山花城药业有限公司科研项目(Y942011)[Supported by National Traditional Chinese Medicine resources survey project of State Administration of Traditional Chinese Medicine(GZY-KJS-2018-004); Fund of Guangzhou Baiyunshan Huacheng Pharmaceutical Company Limited(Y942011)]。

第一作者: 蒋天翼(1997-),硕士研究生,研究方向为植物分类学,(E-mail) jiangtianyi@scbg.ac.cn。 ***通信作者:** 邓云飞,博士,研究员,研究方向为植物系统与分类学,(E-mail)yfdeng@scbg.ac.cn。 University, Nanjing 210037, China; 3. Guangzhou Baiyunshan Huacheng Pharmaceutical Company Limited, Guangzhou 510555, China; 4. Center of Horticulture, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou, 510650, China; 5. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Utilization, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: In order to clarify the relationships in *Rhododendron* subg. *Tsutsusi*, micromorphological characters of leaf epidermis were examined for 37 species in *Rhododendron* subg. *Tsutsusi* using scanning electron microscopy (SEM), among which the relevant characters of 29 species are reported for the first time. The results reveal that: (1) The stomas are anomocytic and all on abaxial surface; (2) According to the morphological characters of glands, trichome types and stomatal apparatus of leaf epidermis, subg. *Tsutsusi* can be divided into five types, i.e., *R. simsii*-type, *R. mariae*-type, *R. indicum*-type, *R. saxatile*-type and *R. farrerae*-type; (3) The plants in *R. simsii*-type have the similar morphological characters, i.e., virgate hairs, glands and stomatal apparatuses; (4) The plants in *R. mariae*-type without distinct T-pieces at the polar region of guard cells but have multilayer ringed striates. (5) It is implied that the plants *R. indicum*-type have the close affinity with subg. *Therorhodion* in having distinct T-pieces at the polar region of guard cells; (6) *R. saxatile*-type differs from other types in its simple trichomes being virgate but not glands; (7) *R. farrerae*-type has glands only; (8) The relationships between the closely related species are also discussed on the basis of leaf epidermal features. Micromorphological characters of leaf epidermis are of significant value for species delimitation in subg. *Tsutsusi*.

Key words: *Rhododendron* subg. *Tsutsusi*, micromorphology, leaf epidermis, phylogenetic significance

映山红亚属(subg. Tsutsusi)是杜鹃花属(Rhododendron Linn.)中一个中等大小的亚 属,约 110种,可分为映山红组(Sect. Tsutsusi)、假映山红组(Sect. Tsutsiopsis)和轮叶杜 鹃组(Sect. Brachycalyx)。我国的南岭山地是映山红组的现代多样化中心,日本中南部则 为轮叶杜鹃组的多样化中心。自 Linnaeus (1753) 发表本属的皋月杜鹃 (Rhododendron indicum)以来,共计发表 200 多个新种,其中超过半数是在 1978-1987 年间发表的(丁炳 扬和金孝锋, 2009), 这些新种的分类地位仍有待商榷。Chamberlian & Rae (1990)、 Yamazaki (1993; 1996) 及何朋友 (1994) 对该亚属的修订大大促进了映山红亚属的分类学 研究。形态学方面主要的研究成果有,Seithe(1980)将杜鹃花属植物叶表皮附属物分为鳞 片(scale)、東状毛(virgate hair)、簇状毛(flock hair)和腺体(gland)。其中鳞片是从表 皮细胞中生长出一定程度后,顶端细胞沿着表皮细胞的轴向生长,形成圆盘状;束状毛从 表皮细胞垂直分裂后倾斜生长,顶端细胞随个体生长逐步延长,聚集成束,包含糙伏毛 (fringed hair)、琴形毛(lyriform hair)和刺毛(setiform hair); 簇状毛由表皮细胞向两个 相反方向各自生长,形成簇状;腺体是表皮系统的腺结构之一,呈毛状。Seithe(1980)总 结了杜鹃花属植物的表皮附属物,分为三大类,分别是:鳞片和束状毛组合、腺体和束状 毛组合以及腺体和簇状毛组合。随后,有学者利用光学显微镜和扫描电子显微镜观察了杜 鹃花属植物的叶片结构,如叶片的厚度、气孔大小、气孔形态、气孔指数以及分布类型、 表皮附属物的类型等,发现同属植物具有很多共同形态结构特征,但各种间也存在结构差 异(石登红和陈训, 2005; Wang et al., 2006; 王玉国等, 2007a; 陈翔等, 2015), 丁炳扬 等(1995; 2000)和王玉国等(2007b)先后对杜鹃花属植物的种子和果实的形态进行了观 察,研究发现该两种植物器官的形态特征在杜鹃花属系统分类中是不容忽视的。在孢粉学

方面,高连明等(2002a,b)、王玉国等(2006)和周兰英等(2008)先后对杜鹃花属植物花粉进行观察和比较,发现孢粉学差异对种的确定具有一定的实际意义。随着分子生物学的发展,也有不少学者从分子角度探讨映山红亚属内的系统学关系,这些分子系统学所支持的分类群均具有共源性状(高连明等,2002a; Tsai et al., 2003; 丁炳扬和金孝锋,2009)。由此可见,植物形态学在映山红亚属的系统分类中具有一定的研究价值。

本研究以映山红亚属 37 种植物叶表皮为研究对象,利用台式扫描电镜观察叶表皮微形态特征,拟探讨:(1)基于叶表皮微形态可否将映山红亚属分为若干种类型(2)对比分析映山红亚属部分种间差异。

1材料与方法

1.1 材料

本研究的全部实验材料(表1)均采集于野外或标本馆腊叶标本,涵盖映山红亚属的2个组、共37个种。凭证标本存于中国科学院广西植物研究所标本馆(IBK)和中国科学院华南植物园标本馆(IBSC)。分类依据参考中国植物志(何明友等,1994)和Flora of China (Fang, 2005)。

1.2 方法

每种随机选 3-5 号,每个号随机取 3 片成熟叶片,用毛笔蘸 95%酒精轻轻刷去叶表面灰尘和杂质,自然晾干后,沿中脉剪取 4 mm×4 mm 的小方块各 2 片,把叶片的近轴面和远轴面用导电胶固定在样品台上,使用日立台式扫描电镜 TM4000Plus II 对叶表皮的毛被、气孔器等显微特征进行观察及照相。叶表皮毛被类型的划分参照 Cowan(1950)和 Seithe(1980)的方法。

2结果与分析

扫描电镜下 37 种映山红亚属植物叶表皮的基本特征:映山红亚属的所有种的气孔器均分布在远轴面,即均为下生气孔;气孔器散生或密生于表皮毛之间;气孔器拱盖单层或双层;气孔器周围有或无突起;叶表皮粗糙或光滑;叶表皮均有一种或多种表皮毛,依据形态特征可分为四种类型:糙伏毛 (fringed hair)、琴形毛 (lyriform hair)、刺毛 (setiform hair) 及腺体 (gland);表皮毛排列稀疏或密集。根据叶表皮微形态差异可将映山红亚属植物划分为 5 种类型:杜鹃型 (R. simsii-type)、岭南杜鹃型 (R. mariae-type)、皋月杜鹃型 (R. indicum-type)、崖壁杜鹃型 (R. saxatile-type) 和丁香杜鹃型 (R. farrerae-type)。同时,对比分析物种之间的关系,如倾向于将背绒杜鹃 (R. hypoblematosum) 和千针叶杜鹃 (R. polyraphidoideum) 处理为独立的种,支持保留紫薇春 (R. naamkwanense var. cryptonerve) 作为南昆杜鹃 (R. naamkwanense) 的变种地位,不支持将腺花杜鹃 (R. adenanthum) 并入细瘦杜鹃 (R. tenue) 作异名处理等。此外,潮安杜鹃 (R. chaoanense)、皋月杜鹃 (R. indicum) 和铁仔叶杜鹃 (R. myrsinifolium) 具有先端膨大的有柄腺体。

各种的叶表皮微形态特征详见表 1。

表 1 映山红亚属植物叶表皮微形态及材料来源信息

Table 1 Leaf epidermal features of subg. *Tsutsusi* under the scanning electron microscope and information of materials

类群 Taxon	中文名 Chinese Name 学名 Scientific Name	近轴面 Adaxial surface	远轴面 Abaxial surface	是否具 有腺体 With or without gland	气孔器 Stomatal apparatus	拱盖 The outer stomatal rim	拱盖内缘 Inner margin of outer stomatal ledge	气孔器周围突起 Stomatal apparatus surrounded by	保卫细胞两极 The polar region of guard cells	凭证标本 Voucher specimen
杜鹃型 R. simsii-type	大关杜鹃 R. atrovirens	琴形毛 Loriform hair	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	下陷 Sunken	单层 Uni-layed	较光滑 Nearly smooth	无明显条形突起 Without obvious ringed striates	不加厚 Without T- pieces	孙必兴(B.X.Sun) 0777(IBSC)
	潮安杜鹃 R. chaoanense	扁平糙伏毛 和腺体 Virgate hairs and glands	散生扁平糙伏毛 Sparse fringed hair	是,先 端膨大 Globular gland	下陷 Sunken	单层 Uni-layed	较光滑 Nearly smooth	间断的条形突起 Discontinuous striates	不加厚 Without T- pieces	南岭队(Exped. Nanling)2314 (IBSC)
	河边杜鹃 R. flumineum	未见毛被 Hair not observed	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	单层 Uni-layed	光滑,不规则 波状 Smooth, irregular- undulate	多层条形突起 Multilayer ringed striates	不加厚 Without T- pieces	赖书绅(S.S. Lai) 5361(IBSC)
	乌来杜鹃 R. kanehirai	散生琴形毛 Loriform hair	散生琴形毛 Sparse loriform hair	是 Yes	密生 Dense	单层 Uni-layed	较光滑 Nearly smooth	少量间断的条形突起 Discontinuous striates	不加厚 Without T- pieces	采集人不详 (Collector unkown) (IBSC)
	南昆杜鹃 R. naamkwanense	未见毛被 Hair not observed	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	单层 Uni-layed	较光滑 Nearly smooth	间断的条形突起 Discontinuous striates	不加厚 Without T- pieces	张桂才(G.C. Zhang) 92(IBSC)
	紫薇春 R. naamkwanense var. cryptonerve	未见毛被 Hair not observed	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	单层 Uni-layed	较粗糙 Nearly rough	少量条形突起 A few ringed striates	不加厚 Without T- pieces	陈少卿 (S.H.Chun)18490 (IBSC)
	南平杜鹃 R. nanpingense	琴形毛 Loriform hair	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	双层 Double- layed	较光滑 Nearly smooth	条形突起 Ringed striates	不加厚 Without T- pieces	南岭队(Exped. Nanling) 2367 (IBSC)
	美艳杜鹃 R. pulchroides	未见毛被 Hair not observed	散生扁平状糙伏 毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	单层 Uni-layed	较光滑,不规 则波状 Nearly smooth, irregular-	明显条形突起环绕 Obvious ringed striates	不加厚 Without T- pieces	刘卓斌(Z.B.LIU) 250 (IBSC)

undulate

	映山红 R. simsii	少量糙伏毛 和腺体 A few fringed hair and gland hair	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	双层 Double- layed	较光滑 Nearly smooth	条形突起 Ringed striates	不加厚 Without T- pieces	陈照宙 (Z.Z.CHEN) 50298 (IBK)
丁香杜鹃型 R. farrerae- type	丁香杜鹃 R. farrerae	痩长型腺体 Stipitate gland	无糙伏毛 Without hairs	是 Yes	密生、下陷 Dense and sunken	单层 Uni-layed	粗糙,不规则 波状 Nearly rough, irregular- undulate	条形突起 Ringed striates	不加厚 Without T- pieces	邢福武 (F.W.XING) 10360 (IBSC)
岭南杜鹃型 R. mariae- type	腺花杜鹃 R. adenanthum	稀疏毛被 Sparse hairs	密生琴形毛 Dense loriform hair	是 Yes	密生 Dense	单层 Uni-layed	光滑 Smooth	间断的条形突起 Discontinuous striates	不加厚 Without T- pieces	资源县普查队 (Exped. Ziyuan) 450329151025033LY (IBK)
	金萼杜鹃 R. chrysocalyx	糙伏毛 Fringed hair	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	单层 Uni-layed	光滑 Smooth	间断的条形突起 Discontinuous striates	不加厚 Without T- pieces	张志松,张永田 (Z.S.ZHANG, Y.T.ZHANG) 148 (IBSC)
	腺柱杜鹃 R. glandulostylum	未见毛被 Hair not observed	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	单层 Uni-layed	较光滑 Nearly smooth	间断的条形突起 Discontinuous striates	不加厚 Without T- pieces	王孝等(X.WANG et al.)100303 (IBSC)
	背绒杜鹃 R. hypoblematosum	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	密生开展糙伏毛 Dense fringed hair	是 Yes	下陷、密生 Dense and sunken	单层 Uni-layed	粗糙,被角质 层 Rough,with cuticles covered	间断的条形突起 Discontinuous striates	不加厚 Without T- pieces	李光照(G.Z.LI) 14501 (IBK)
	广西杜鹃 R. kwangsiense	散生琴形毛 和腺体 Sparse loriform hair and gland hair	散生琴形毛 Sparse loriform hair	是 Yes	散生、下陷 Sparse and sunken	单层 Uni-layed	粗糙,被角质 层 Rough,with cuticles covered	间断的条形突起 Discontinuous striates	不加厚 Without T- pieces	曾怀德 (W.T.Tsang) 22798 (IBSC)
	岭南杜鹃 R. mariae	糙伏毛 Fringed hair	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	单层 Uni-layed	光滑 Smooth	多层条形突起 Multilayer ringed striates	不加厚 Without T- pieces	蒋天翼 (T.Y.JIANG) (IBSC)

	南边杜鹃 R. meridionale	未见毛被 Hair not observed	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生、下陷 Dense and sunken	单层 Uni-layed	光滑 Smooth	间断的条形突起,形成 比较规则的环形条纹 Discontinuous and regular striates	不加厚 Without T- pieces	十万大山采集队 (Exped. Shiwan Mountain) 1797 (IBK)
	亮毛杜鹃 R. microphyton	琴形毛 Loriform hair	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	双层 Double- layed	不规则波状 Irregular- undulate	多层条形突起 Multilayer ringed striates	不加厚 Without T- pieces	王启无 (Q.W.WANG) 86754 (IBSC)
	铁仔叶杜鹃 R. myrsinifolium	琴形毛和腺 体 Loriform hair and gland hair	散生开展糙伏毛 Sparse fringed hair	是,先 端膨大 globular gland	密生 Dense	单层 Uni-layed	粗糙,不规则 波状 Rough, irregular- undulate	间断的条形突起 Discontinuous striates	不加厚 Without T- pieces	十万大山采集队 (Exped. Shiwan Mountain)1439 (IBK)
	细瘦杜鹃 R. tenue	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	单层 Uni-layed	光滑 Smooth	多层条形突起 Multilayer ringed striates	不加厚 Without T- pieces	大瑶山综考队 (Exped. Dayao Mountain) 12843 (IBSC)
	两广杜鹃 R. tsoi	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	散生扁平糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生、下陷 Dense and sunken	双层 Double- layed	光滑 Smooth	多层条形突起 Multilayer ringed striates	不加厚 Without T- pieces	余少林(S.L.YU) 900140 (IBSC)
	垂钩杜鹃 R. unciferum	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	单层 Uni-layed	较粗糙 Nearly rough	条形突起 Ringed striates	不加厚 Without T- pieces	陈炳辉 (B.H.CHEN)12 (IBSC)
	瑶山杜鹃 R. yaoshanicum	未见毛被 Hair not observed	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	散生 Sparse	单层 Uni-layed	粗糙,被角质 层 Rough,with cuticles covered	条形突起 Ringed striates	不加厚 Without T- pieces	辛树帜(s s sin) 39614 (IBSC)
皋月杜鹃型 R. indicum- type	龙山杜鹃 R. chunii	扁平糙伏毛 Fringed hair	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	双层 Double- layed	光滑 Smooth	无明显条形突起 Without obvious ringed striates	具明显的 T 型 加厚 Apparent T- pieces	王英强 (Y.Q.WANG) 511 (IBSC)
	海南杜鹃 R. hainanense	琴形毛和腺 体 Loriform hair and gland hair	散生琴形毛 Sparse loriform hair	是 Yes	散生 Sparse	双层 Double- layed	光滑 Smooth	间断的条形突起 Discontinuous striates	具明显的 T 型 加厚 Apparent T- pieces	叶华谷等(H.G.YE et al.)199 (IBSC)
	湖南杜鹃 R. hunanese	琴形毛 Loriform hair	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	双层 Double- layed	光滑 Smooth	条形突起 Ringed striates	不明显的 T 型 加厚 Unconspicuous T-pieces	李丙贵(B.G.LI) 5283 (IBSC)

	皋月杜鹃 R. indicum	散生糙伏毛 和腺体 Virgate hairs and glands	散生扁平糙伏毛 Sparse fringed hair	是,先 端膨大 globular gland	密生 Dense	双层 Double- layed	较光滑 Nearly smooth	无明显条形突起 Without obvious ringed striates	不明显的 T 型 加厚 Unconspicuous T-pieces	唐有恒 (Y.H.TANG)72 (IBSC)
	小花杜鹃 R. minutiflorum	琴形毛和腺 体 Loriform hair and gland hair	刺毛 Setiform hair	是 Yes	密生 Dense	单层 Uni-layed	较光滑 Nearly smooth	条形突起 Ringed striates	不明显的 T 型 加厚 Unconspicuous T-pieces	李光照(G.Z.LI) 12867 (IBK)
	白花杜鹃 R. mucronatum	琴形毛 Loriform hair	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	双层 Double- layed	较粗糙 Nearly rough	条形突起,周围有条纹 Ringed striates	具明显的 T 型 加厚 Apparent T- pieces	李光照(G.Z.LI) 12845 (IBK)
	千针叶杜鹃 R. polyraphidoideum	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	双层 Double- layed	较光滑 Nearly smooth	条形突起 Ringed striates	具明显的 T 型 加厚 Apparent T- pieces	资源县普查队 (Exped. Ziyuan) 450329160401038LY (IBK)
	台红毛杜鹃 R. rubropilosum	琴形毛和腺 体 Loriform hair and gland hair	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	双层 Double- layed	光滑 Smooth	无明显条形突起 Without obvious ringed striates	具明显的 T 型 加厚 Apparent T- pieces	孙航(H.SUN) 11320 (IBSC)
	滇红毛杜鹃 R. rufohirtum	琴形毛 Loriform hair	密生琴形毛 Dense loriform hair	是 Yes	密生、下陷 Dense and sunken	双层 Double- layed	光滑 Smooth	间断的条形突起 Discontinuous striates	具明显的 T 型 加厚 Apparent T- pieces	禹平华(P.H.YU) 332 (IBSC)
	毛果杜鹃 R. seniavinii	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	散生糙伏毛 Sparse fringed hair	是 Yes	密生 Dense	双层 Double- layed	较粗糙 Nearly rough	条形突起 Ringed striates	不明显的 T 型 加厚 Unconspicuous T-pieces	谭沛祥(P.X.TAN) 58964 (IBSC)
	阳明山杜鹃 R. yangmingshanense	散生琴形毛 Loriform hair	密生糙伏毛 Dense fringed hair	是 Yes	散生 Sparse	双层 Double- layed	较粗糙 Nearly rough	条形突起并不明显 Unconspicuous ringed striates	不明显的 T 型 加厚 Unconspicuous T-pieces	蒋英(Yisiang)374 (IBSC)
崖壁杜鹃型 R. saxatile- type	砖红杜鹃 R. oldhamii	散生琴形毛 Loriform hair	散生琴形毛 Sparse loriform hair	否 No	散生 Sparse	双层 Double- layed	较光滑 Nearly smooth	无明显条形突起 Without obvious ringed striates	不加厚 Without T- pieces	C.M.Wang et al. 3781 (IBSC)
	茶绒杜鹃 R. rufulum	琴形毛 Loriform hair	琴形毛和刺毛 Loriform hair and setiform hair	否 No	密生、下陷 Dense and sunken	单层 Uni-layed	粗糙,不规则 波状 Rough, irregular-	多层条形突起 Multilayer ringed striates	不加厚 Without T- pieces	李学根(X.G.LI) 200953 (IBK)

undulate

崖壁杜鹃 R. saxatile	琴形毛 Loriform hair	散生琴形毛 Sparse loriform hair	否 No	密生 Dense	双层 Double- layed	光滑 Smooth	无条形突起 Without ringed striates	不加厚 Without T- pieces	秦仁昌(R.C.QIN) 2000 (IBSC)
---------------------	----------------------	----------------------------------	---------	-------------	------------------------	--------------	----------------------------------	-----------------------------	--------------------------------

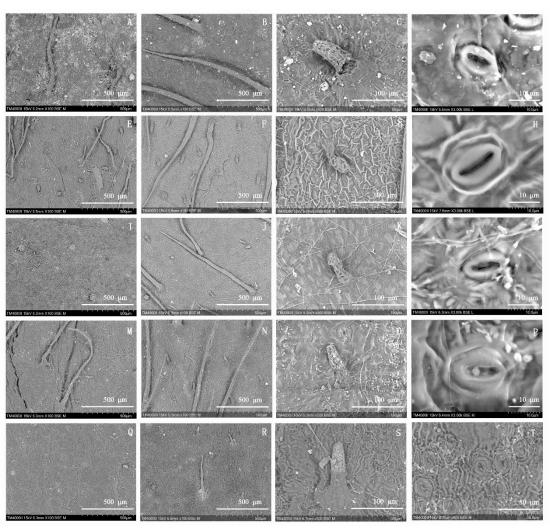
3 讨论与结论

3.1 映山红亚属植物叶表皮微形态的多样性

王玉国等(2007a)和陈翔等(2015)利用光学显微镜以及扫描电子显微镜观察发现杜鹃花属内各种的叶表皮显微特征区别较明显,而在特定的分类单位下又呈现出较高的一致性,这说明杜鹃花属叶表皮的显微特征具有一定的分类学意义。从本研究的结果来看,映山红亚属绝大多数种类具有相似的特征,即均具有表皮毛,但在表皮毛的类型及气孔器特征方面仍具或多或少的差别。

根据叶表皮微形态,映山红亚属可分为5种类型,概述如下:

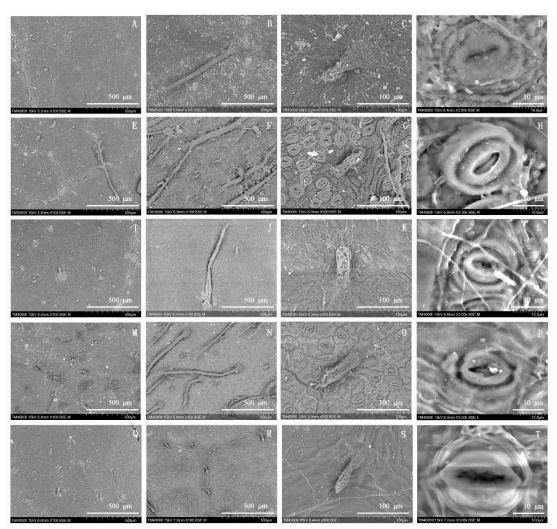
杜鹃型 (R. simsii-type) (图版 1-2): 叶近轴面通常具糙伏毛,少数具腺体; 叶远轴面具糙伏毛及腺体,气孔器密生,拱盖表面大多光滑,少数粗糙,气孔器周围无或具间断的条形突起,保卫细胞两极不具 T 型加厚。该类型包括映山红(R. simsii)、美艳杜鹃(R. pulchroides)等 9 种。



A-D: 大关杜鹃。**A.** 近轴面; **B-D.** 远轴面。**E-H**. 潮安杜鹃。**E.** 近轴面; **F-H.** 远轴面。**I-L**. 河边杜鹃。**I.** 近轴面; **J-L.** 远轴面。**M-P**. 乌来杜鹃。**M.** 近轴面; **N-P** 远轴面。**Q-T**. 南昆杜鹃。**Q.** 近轴面; **R-T.** 远轴面。

A-D. Rhododendron atrovirens. A. Adaxial surface. B-D. Abaxial surface. E-H: Rhododendron chaoanense. E. Adaxial surface; F-H. Abaxial surface. I-L. Rhododendron flumineum. I. Adaxial surface; J-L. Abaxial surface; M-P. Rhododendron kanehirai. M. Adaxial surface; N-P. Abaxial surface. Q-T. Rhododendron naamkwanense. Q. Adaxial surface; R-T. Abaxial surface.

图版 1 扫描电镜下映山红亚属植物叶表皮微形态 Plate 1 Leaf epidermis of subg. *Tsutsusi* under the scanning electron microscope.

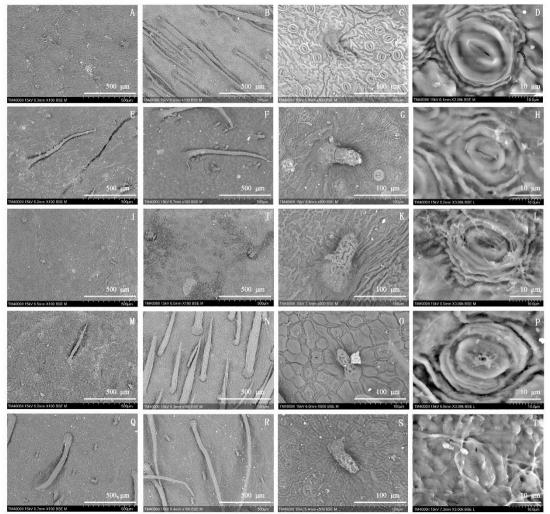


A-D: 紫薇春, A. 近轴面; B-D. 远轴面。E-H: 南平杜鹃, E. 近轴面; F-H. 远轴面。I-L: 美艳杜鹃, I. 近轴面; J-L. 远轴面。M-P: 映山红, M. 近轴面; N-P. 远轴面。Q-T: 丁香杜鹃, Q. 近轴面; R-T. 远轴面。

A-D: Rhododendron naamkwanense var. cryptonerve, A. Adaxial surface; B-D. Abaxial surface. E-H: Rhododendron nanpingense, E. Adaxial surface; F-H. Abaxial surface.I-L: Rhododendron pulchroides, I. Adaxial surface, J-L. Abaxial surface. M-P: Rhododendron simsii, M. Adaxial surface; N-P. Abaxial surface. Q-T: Rhododendron farrerae, Q. Adaxial surface; R-T. Abaxial surface.

图版 2 扫描电镜下映山红亚属植物叶表皮微形态 Plate 2 Leaf epidermis of subg. *Tsutsusi* under the scanning electron microscope.

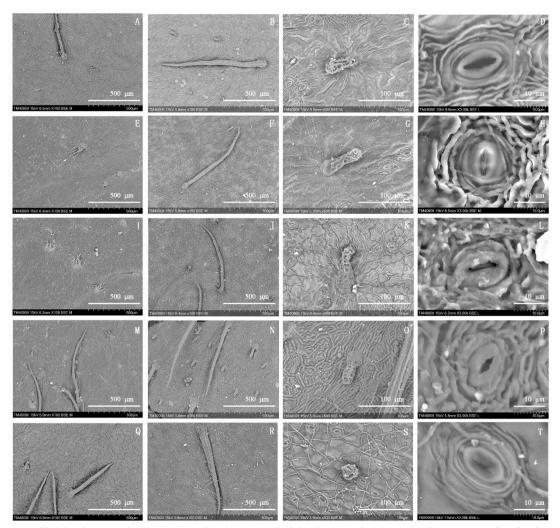
岭南杜鹃型 (R. mariae-type) (图版 3-5): 叶近轴面具糙伏毛或刺毛,部分有腺体;叶远轴面具糙伏毛及腺体,气孔器密生,拱盖表面大多光滑,少数粗糙,气孔器周围有多层条形突起环绕,保卫细胞两极不具T型加厚。该类型包括岭南杜鹃 (R. mariae)、南边杜鹃 (R. meridionale) 等 13 种。



A-D: 腺花杜鹃, A. 近轴面; B-D. 远轴面。E-H: 金萼杜鹃, E. 近轴面, F-H. 远轴面。I-L: 腺柱杜鹃, I. 近轴面; J-L. 远轴面。M-P: 背绒杜鹃, M. 近轴面。N-P. 远轴面; Q-T: 广西杜鹃, Q. 近轴面。R-T. 远轴面

A-D: Rhododendron adenanthum, A. Adaxial surface; B-D. Abaxial surface. E-H: Rhododendron chrysocalyx, E. Adaxial surface; F-H. Abaxial surface. I-L: Rhododendron glandulostylum, I. Adaxial surface; J-L. Abaxial surface. M-P: Rhododendron hypoblematosum, M. Adaxial surface; N-P. Abaxial surface. Q-T: Rhododendron kwangsiense, Q. Adaxial surface; R-T. Abaxial surface.

图版 3 扫描电镜下映山红亚属植物叶表皮微形态 Plate 3 Leaf epidermis of subg. *Tsutsusi* under the scanning electron microscope.

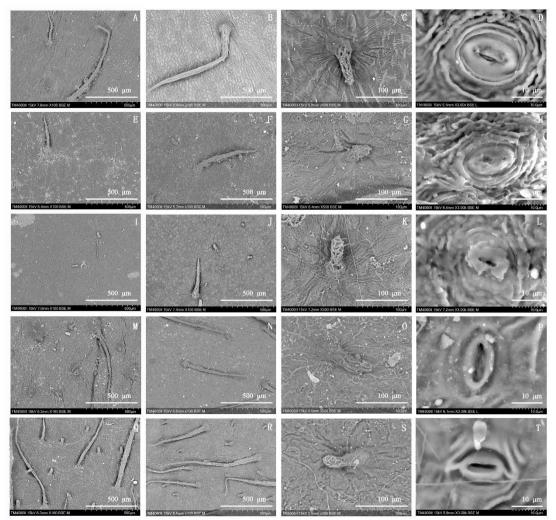


A-D: 岭南杜鹃, **A.** 近轴面。**B-D**. 远轴面;**E-H**: 南边杜鹃, **E.** 近轴面;**F-H**. 远轴面。**I-L**: 亮毛杜鹃, **I.** 近轴面;**J-L**. 远轴面。**M-P**: 铁仔叶杜鹃, **M.** 近轴面;**N-P**. 远轴面。**Q-T**: 细瘦杜鹃, **Q.** 近轴面;**R-T**. 远轴面。

A-D: Rhododendron mariae, A. Adaxial surface; B-D. Abaxial surface. E-H: Rhododendron meridionalex, E. Adaxial surface; F-H. Abaxial surface. I-L: Rhododendron microphyton, I. Adaxial surface; J-L. Abaxial surface. M-P: Rhododendron myrsinifolium, M. Adaxial surface; N-P. Abaxial surface. Q-T: Rhododendron tenue, Q. Adaxial surface; R-T. Abaxial surface.

图版 4 扫描电镜下映山红亚属植物叶表皮微形态

Plate 4 Leaf epidermis of subg. *Tsutsusi* under the scanning electron microscope.

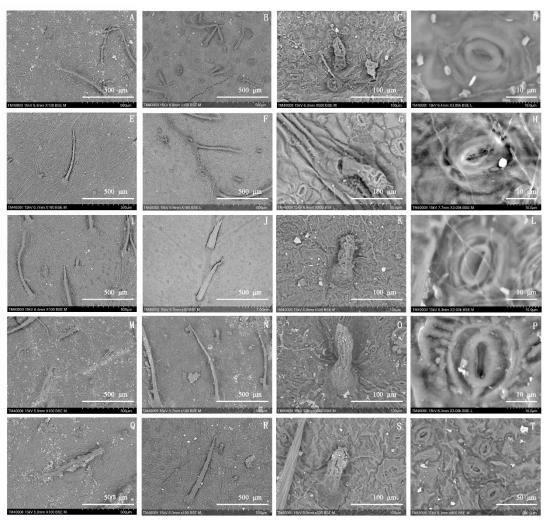


A-D: 两广杜鹃, **A**. 近轴面; **B-D**. 远轴面。**E-H**: 垂钩杜鹃, **E**. 近轴面; **F-H**. 远轴面; **I-L**: 瑶山杜鹃, **I**. 近轴面; **J-L**. 远轴面; **M-P**: 龙山杜鹃, **M**. 近轴面; **N-P**. 远轴面。**Q-T**: 海南杜鹃, **Q**. 近轴面; **R-T**. 远轴面

A-D: Rhododendron tsoi, A. Adaxial surface; B-D. Abaxial surface. E-H: Rhododendron unciferum, E. Adaxial surface; F-H. Abaxial surface. I-L: Rhododendron yaoshanicum, I. Adaxial surface; J-L. Abaxial surface. M-P: Rhododendron chunii, M. Adaxial surface; N-P. Abaxial surface. Q-T: Rhododendron hainanense, Q. Adaxial surface; R-T. Abaxial surface.

图版 5 扫描电镜下映山红亚属植物叶表皮微形态 Plate 5 Leaf epidermis of subg. *Tsutsusi* under the scanning electron microscope.

皋月杜鹃型(R. indicum-type)(图版 6-7):叶近轴面具糙伏毛或刺毛,叶远轴面具糙伏毛及腺体,气孔器密生,拱盖表面大多光滑,少数粗糙,气孔器周围有或无多层突起环绕或间断条状突起,保卫细胞两极具 T 型加厚。该类型包括皋月杜鹃(R. indicum)、海南杜鹃(R. hainanense)等 11 种。

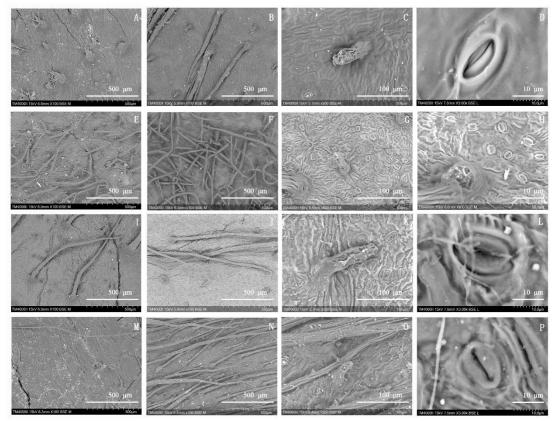


A-D: 湖南杜鹃, **A.** 近轴面; **B-D.** 远轴面。**E-H:** 皋月杜鹃, **E.** 近轴面; **F-H.** 远轴面。**I-L:** 小花杜鹃, **I.** 近轴面; **J-L.** 远轴面。**M-P:** 白花杜鹃, **M.** 近轴面。**N-P.** 远轴面。**Q-T:** 千针叶杜鹃, **Q.** 近轴面; **R-T.** 远轴面。

A-D: Rhododendron hunanese, A. Adaxial surface; B-D. Abaxial surface. E-H: Rhododendron indicum, E. Adaxial surface; F-H. Abaxial surface. I-L: Rhododendron minutiflorum, I. Adaxial surface; J-L. Abaxial surface. M-P: Rhododendron mucronatum, M. Adaxial surface; N-P. Abaxial surface. Q-T: Rhododendron polyraphidoideum, Q. Adaxial surface; R-T. Abaxial surface.

图版 6 扫描电镜下映山红亚属植物叶表皮微形态

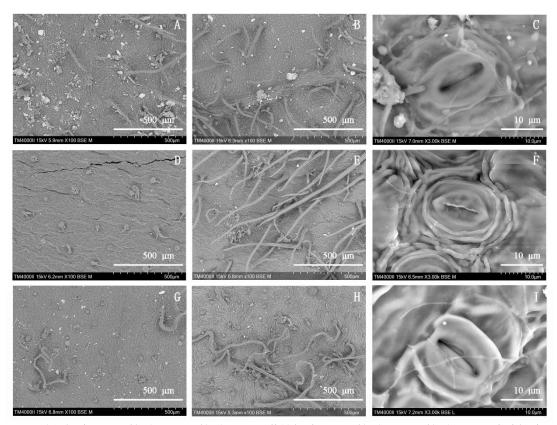
Plate 6 Leaf epidermis of subg. *Tsutsusi* under the scanning electron microscope.



A-D: 台红毛杜鹃, A. 近轴面; B-D. 远轴面。E-H: 滇红毛杜鹃, E. 近轴面; F-H. 远轴面。I-L: 毛果杜鹃, I. 近轴面; J-L. 远轴面。M-P: 阳明山杜鹃, M. 近轴面; N-P. 远轴面。A-D: Rhododendron rubropilosum, A. Adaxial surface; B-D. Abaxial surface. E-H: Rhododendron rufohirtum, E: Adaxial surface; F-H. Abaxial surface. I-L: Rhododendron seniavinii, I. Adaxial surface; J-L. Abaxial surface. M-P: Rhododendron yangmingshanense, M. Adaxial surface; N-P. Abaxial surface.

图版 7 扫描电镜下映山红亚属植物叶表皮微形态 Plate 7 Leaf epidermis of subg. *Tsutsusi* under the scanning electron microscope.

崖壁杜鹃型(R. saxatile-type)(图版 8):叶近轴面、远轴面具卷曲状琴形毛或刺毛,未见腺体,气孔器密生,拱盖表面大多光滑,少数粗糙,气孔器周围有或无突起环绕,保卫细胞两极不具 T型加厚。该类型包括崖壁杜鹃(R. saxatile)、砖红杜鹃(R. oldhamii)等3种。



A-C: 砖红杜鹃, **A**. 近轴面; **B-C**. 远轴面。**D-F**: 茶绒杜鹃, **D**. 近轴面; **E-F**. 远轴面。**G-I**: 崖壁杜鹃, **G**. 近轴面; **H-I**. 远轴面。

A-C: Rhododendron oldhamii, A. Adaxial surface; B-C. Abaxial surface. D-F: Rhododendron rufulum, D. Adaxial surface; E-F. Abaxial surface. G-I: Rhododendron saxatile, G. Adaxial surface; H-I. Abaxial surface.

图版8扫描电镜下映山红亚属植物叶表皮微形态

Plate 8 Leaf epidermis of subg. *Tsutsusi* under the scanning electron microscope.

丁香杜鹃型 (*R. farrerae*-type) (图版 2): 叶近轴面、远轴面具腺体,气孔器密生,拱盖表面较粗糙,周围被条形突起环绕。该类型包括丁香杜鹃 (*R. farrerae*) 1 种。

五种类型可检索如下:

- 1. 下生气孔器保卫细胞两极 T 型加厚.......皋月杜鹃型
- 1. 下生气孔器保卫细胞两极不加厚

 - 2. 叶表皮具腺体
 - 3. 叶表皮仅具腺体.......丁香杜鹃型
 - 3. 叶表皮存在不止一种表皮毛
 - 4. 气孔器周围无或有一至两层条形突起环绕.......杜鹃型
 - 4. 气孔器周围具多层条形突起环绕.......岭南杜鹃型

3.2 映山红亚属叶表皮毛微形态特征及分类学意义

王玉国等(2007a)将映山红亚属分为杜鹃型(R. simsii-type)、岭南杜鹃型(R. mariae-type)、子花杜鹃型(R. flosculum-type)和满山红型(R. mariesii-type))4种类型。除未指明存在腺体外,其中杜鹃型的描述与本研究结果大致相同。他们在对岭南杜鹃型的描述中提出无腺体,有毛状附属物,可能是由于腺体过于微小,而未被发现,其余描述与

本研究一致。同时,根据该文中图版所示的叶表皮微形态,子花杜鹃型与本文的杜鹃型一致。另外,满山红(R. mariesii)和丁香杜鹃(R. farrerae)虽同为轮叶杜鹃组,但叶表皮微形态仍有所差别,王玉国等(2007a)发现满山红型无腺体和其他表皮毛,而丁香杜鹃型存在腺体,无表皮毛。在中国植物志中(何明友,1994),满山红和丁香杜鹃均描述为幼时均被毛,叶近轴面被绢状长毛,叶远轴面疏被柔毛,脉上有较密柔毛,而老叶两面无毛。满山红型的气孔器周围有条束状突起而与丁香杜鹃一致。其次,以往研究者似乎均未注意到本文所提到的腺体,而本研究未见其余表皮毛或许是标本所取为老叶导致。故对满山红和丁香杜鹃的新叶仍需进一步观察,从而确定两者是否属于同一类型。

映山红亚属叶表皮微形态特征存在着或多或少的差异,该亚属中大多数种的叶远轴面具有腺体,在石登红和陈训(2005)的研究中,描述同为映山红亚属的映山红具有长腺毛,陈翔等人(2015)指出淡紫杜鹃(R. lilacinum)及白花映山红(R. simsii var. albiflorum)的叶远轴面存在钟乳石指状突起,而其他亚属植物则没有。根据 Seithe(1980)的划分,他们描述的钟乳石状突起应为腺体。此外,潮安杜鹃(R. chaoanense)、皋月杜鹃(R. indicum)和铁仔叶杜鹃(R. myrsinifolium)具有先端膨大的有柄腺体(stipitate gland),而其余物种则具有细瘦型或钟乳石状、先端不膨大的腺体。

Chamberlain & Rae (1990) 将广西杜鹃 (R. kwangsiense) 处理为岭南杜鹃 (R. mariae) 的亚种,王玉国等(2007a)、刘仁林(2007)以及丁炳扬和金孝锋(2009)等也支持这一 做法。本文研究结果得出,岭南杜鹃的气孔器周围具规则的多层条形突起环绕,而广西杜 鹃的气孔器表面被角质层,因此,将广西杜鹃降为岭南杜鹃亚种的处理有待进一步分析。 在《中国植物志》中(何明友等, 1994), 背绒杜鹃(R. hypoblematosum)和千针叶杜鹃 (R. polyraphidoideum)被处理为独立的种,而金孝锋等(2009)在对景烈杜鹃(R. tsoi) 及其近缘类群进行修订时,将二者均处理为景烈杜鹃的变种。从本研究的结果看,背绒杜 鹃和千针叶杜鹃在表皮毛、气孔器周围突起和保卫细胞等方面均有所差异。背绒杜鹃叶远 轴面具密集的刺毛,而千针叶杜鹃表皮散生刺毛;背绒杜鹃气孔器表面有角质层,周围有 多层环绕突起,而千针叶杜鹃气孔器表面无角质层,拱盖双层,气孔器周围条形突起环绕; 前者保卫细胞不具 T 型加厚,后者保卫细胞两极具有 T 型加厚。因此,更倾向于将背绒杜 鹃和千针叶杜鹃处理为独立的种。丁炳扬和金孝锋(2009)将南边杜鹃(R. meridionale) 处理为岭南杜鹃(R. mariae)的亚种。南边杜鹃气孔器周围具条形突起环绕,而岭南杜鹃 的气孔器周围具规则的多层条形突起环绕,或许还需结合其他证据来决定将南边杜鹃处理 岭南杜鹃的亚种是否合适。他们还将腺花杜鹃(R. adenanthum)并入细瘦杜鹃(R. tenue); 腺花杜鹃的叶表皮毛被为密生长糙伏毛,与细瘦杜鹃的叶表皮散生短糙伏毛有所不同,腺 体形状也不相似, 因此, 从叶表皮形态上不支持将腺花杜鹃并入细瘦杜鹃, 需要进一步研 究。此外, 南边杜鹃被处理为金萼杜鹃(R. chrysocalyx)的亚种; 南边杜鹃和金萼杜鹃的 叶表皮气孔器均下陷且有间断的突起环绕,表明了二者之间关系较近,但表皮突起形状略 有不同,需要其他形态证据来决定两者的关系。南昆杜鹃(R. naamkwanense var. naamkwanense)和紫薇春(R. naamkwanense var. cryptonerve)的腺体及气孔器十分相似, 仅叶远轴面表皮毛略有不同,保留紫薇春作为南昆杜鹃的变种地位。

另外,本研究发现映山红亚属少数种气孔器保卫细胞两极具 T 型加厚,如海南杜鹃 (R. hainanense)、台红毛杜鹃 (R. rubropilosum)等,与叶状苞亚属叶状苞杜鹃 (R. redowskianum)的特征 (王玉国等,2007a)相似,这或许说明映山红亚属与叶状苞亚属具有较近的亲缘关系。

综上所述,本文观察映山红亚属 37 种植物的叶表皮微形态特征,包括毛被类型和气孔 类型,在种间存在或多或少的差异,具有一定分类学意义,可作为物种鉴定依据。

参考文献:

- CHAMBERLAIN DF, RAE SJ, 1990. A revision of *Rhododendron* IV Subgenus *Tsutsusi* [J]. Edinburgh J Bot, 47: 89-200.
- CHEN X, HUANG CL, ZHANG YW, et al., 2015. Micromorphological characters of leaf abaxial epidermis for 30 species of *Rhododendron* (Ericaceae) from Guizhou Province [J]. Guihaia, 35(1): 20-30. [陈翔, 黄承玲, 张玉武, 等, 2015. 贵州30种杜鹃属植物叶背表皮显微形态特征 [J]. 广西植物, 35(1): 20-30.]
- COWAN JM, 1950. The Rhododendron Leaf [M]. Edinburgh: Oliver & Boyd.
- DING BY, SHENG SJ, MIAO J, et al., 2000. Studies on the correlativity of fruit morphology and seed number for 12 species of *Rhododendron* L. from Zhejiang Province [J]. Sci Silvae Sin, 36(4):102-105. [丁炳扬, 盛東军, 缪晶, 等, 2000. 浙江12种杜鹃花属植物的果实形态、种子数及其相关性研究[J]. 林业科学, 36(4): 102-105.]
- DING BY, JIN XF, 2009. Taxonomic study on *Rhododendron* subgen. *Tsutsusi* sense Sleumer (Ericaceae) [M]. Beijing: Science Press. [丁炳扬, 金孝锋, 2009. 杜鹃花属映山红亚属的分类研究 [M]. 北京: 科学出版社.]
- DING BY, WU HX, ZHANG HM, et al., 1995. Seed morphology of *Rhododendron* L. (Ericaceae) from Zhejiang and its taxonomic significance [J]. Acta Bot Boreal, 15(6): 36-42. [丁炳扬, 吴欢笑, 张慧明, 等, 1995. 浙江杜鹃花属植物种子形态及其分类学意义 [J]. 西北植物学报, 15(6): 36-42.]
- FANG MY, FANG RC, HE MY, et al., 2005. *Rhododendron* [M]// WU CY, RAVEN PH, eds. Flora of China. Beijing: Science Press, St. Louis: Missouri Botanical Garden Press: 14: 260-455.
- GAO LM, YANG JB, ZHANG CQ, et al., 2002a. Phylogenetic relationship of subgenus *Tsutsusi* (*Rhododendron*) based on ITS sequences [J]. Acta Bot Yunnan, 24(3): 313-320. [高连明, 杨俊波, 张长芹, 等, 2002a. 基于ITS序列分析探讨杜鹃属映山红亚属的组间关系 [J]. 云南植物研究, 24(3): 313-320.]
- GAO LM, ZHANG CQ, LI DZ, et al., 2002b. Pollen morphology of *Rhododendron* subgenus *Azaleastrum* [J]. J Wuhan Bot Res, 20(3): 177-181. [高连明, 张长芹, 李德铢, 等, 2002b. 杜鹃 属马银花亚属花粉形态的研究 [J]. 武汉植物学研究, 20(3): 177-181.]
- HE MY, 1994. Subgen *Tsutsusi* (G. Don) Pojarkova [M]// HE MY, FANG MY, HU WG, et al.Flora Republicae Popularis Sinicae. Beijing: Science Press: 57(2): 369-436. [何明友, 1994. 映山红亚属 [M]//何明友, 方明渊, 胡文光, 等, 1994. 中国植物志. 北京: 科学出版社: 57(2): 339-436.]
- JIN XF, JIN SH, DING BY, ZHUO XX, et al., 2009. Taxonomic revision of *Rhododendron tsoi* (Ericaceae) and its related taxa [J]. Sci Silvae Sin, 45(17): 32-37. [金孝锋, 金水虎, 丁炳扬, 等, 2009. 中国特有植物景烈杜鹃(杜鹃花科)及其近缘类群的分类修订. 林业科学, 45(17): 32-37.]
- LINNAEUS C, 1753. Species Plantarum. 1. Stockholm: Laurentius Salvius, 560 pp.
- LIU RL, 2007. Study on the systematic classification of subgenus *Tsutsusi* (Sweet) Pojarkova of *Rhododendron* in china [D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University. [刘仁林, 2007. 中国杜鹃属映山红亚属植物系统分类研究 [D]. 南昌: 江西农业大学]
- Hoff SNV, 1980. *Rhododendron* Hairs and Taxonomy [M]// Luteyn JL, Obrien ME, eds. Contributions toward a classification of *Rhododendron*: Proceedings International *Rhododendron* Conference. New York: New York Botanical Garden: 89-115.
- SHI DH, CHEN X, 2005. Study on the leaf blade structure of six species of Rhododendron [J].

- Guizhou sci, 23(3): 39-45. [石登红, 陈训, 2005. 6种杜鹃花属(*Rhododendron*)植物叶片结构的研究[J]. 贵州科学, 23(3): 39-45.]
- TSAI CC, HUANG SC, CHEN CH, et al., 2003. Genetic relationships of *Rhododendron* (Ericaceae) in Taiwan based on the sequence of the internal transcribed spacer of ribosomal DNA [J]. J Hortic Sci Biotechnol, 78(2): 234-240.
- WANG XW, MAO ZJ, CHOI K, et al., 2006. Significance of the leaf epidermis fingerprint for taxonomy of genus *Rhododendron* [J]. J Forest Res, 17(3): 171-176.
- WANG YG, LI GZ, QI XX, et al., 2006. Pollen morphology of *Rhododendron* and its taxonomic implication [J]. Guihaia, 26(2): 113-119. [王玉国, 李光照, 漆小雪, 等, 2006. 杜鹃花属植物花粉形态及其分类学意义 [J]. 广西植物, 26(2): 113-119.]
- WANG YG, LI GZ, ZHANG WJ, et al., 2007a. Leaf epidermal features of *Rhododendron* (Ericaceae) from China and their systematic significance [J]. Acta Phytotax Sin, 45(1): 1-20. [王玉国, 李光照, 张文驹, 等, 2007a. 中国杜鹃花属的叶表皮特征及其系统学意义 [J]. 植物分类学报, 45(1):1-20.]
- WANG YG, LI GZ, ZHANG WJ, et al., 2007b. A systematic study of the genus *Rhododendron* (Ericaceae) using micromorphological characters of fruit surface and seed coat [J]. Acta Phytotax Sin, 45(1): 21-38. [王玉国, 李光照, 张文驹, 等, 2007b. 果皮和种皮微形态特征在杜鹃花属系统学研究中的应用 [J]. 植物分类学报, 45(1): 21-38.]
- YAMAZAKI T, 1993. On *Rhododendron* × *koudzumontanum* H. Takahashi et Katsuyama [J]. J Jpn Bot, 68(3): 179-180.
- YAMAZAKI T, 1996. A revision of the genus *Rhododendron* in Japan, Taiwan, Korea and Sakhalin [M]. Tokyo: Tsumura Lab. 1-179.
- ZHOU LY, WANG YQ, ZHANG L, 2008. Pollen morphology and its taxonomy of twenty-six species in *Rhododendron* [J]. Sci Silv Sin, 44(2): 55-63. [周兰英, 王永清, 张丽. 26种杜鹃属植物花粉形态及分类学研究 [J]. 林业科学, 44(2): 55-63.]